

В.И. Файт

Селекционно-генетический институт – Национальный центр  
семеноведения и сортоизучения УААН,  
Овидиопольская дорога, 3, Одесса, Украина  
E.mail: fayt@paco.net

## ЭФФЕКТЫ ГЕНОВ КОНТРОЛЯ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЯРОВИЗАЦИИ (*Vrd*) ПО АГРОНОМИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ У ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ



*Показано сокращение продолжительности периода до колошения, уменьшение высоты растений, снижение морозостойкости, особенно во второй половине зимы и весной, у моногенно доминантных по генам *Vrd1* или *Vrd2* почти изогенных линий и сортов. Большой эффект по указанным признакам характерен для гена *Vrd1*, меньший – для гена *Vrd2*. Гены *Vrd1* и *Vrd2* практически не влияли на количественные характеристики элементов структуры урожая, за исключением массы 1000 зерен. Рекомендуется при создании новых короткостебельных сортов для юга степи Украины использовать моногенно доминантные по гену *Vrd2* генотипы.*

© В.И. ФАЙТ, 2007

**Введение.** Яровизация, или потребность в воздействии низкими положительными температурами, – один из наиболее важных адаптивных механизмов, который позволяет растениям озимых культур избежать воздействия неблагоприятных факторов при перезимовке и наиболее полно использовать оптимальный для развития период вегетации. Сорта озимой пшеницы существенно различаются по продолжительности яровизации – от 15 до 60 сут и более [1–3]. Для современных короткостебельных и полукарликовых сортов VI–VII сортосмен Селекционно-генетического института (СГИ, Одесса) характерна 30- или 40-суточная продолжительность яровизации [4–6] в отличие от сортов II–IV сортосмен данного региона типа Одесской 16 или Мирановской 808, которым для перехода к генеративному развитию была необходима яровизация продолжительностью 50–60 сут [7]. Сокращенная до 30–40 сут потребность в яровизации обуславливает значительное увеличение урожая, но параллельно способствует снижению зимо-морозостойкости современных сортов [8].

Сорта озимой пшеницы являются носителями только рецессивных аллелей всех трех генов ортологичной серии *vrn-1* и *vrn4* [9–11], определяющих наличие потребности в яровизации для перехода к генеративному развитию. Различия же по продолжительности яровизации у сортов озимой пшеницы контролируются другой системой генов, для обозначения которых был предложен символ *Vrd* [12, 13]. Показано участие в контроле данного признака как минимум двух неаллельных генов с неодинаковой экспрессивностью доминантных аллелей [13–15], которые обозначены *Vrd1* и *Vrd2* соответственно. Доминантный аллель гена *Vrd1* способствует сокращению продолжительности яровизации до 20–35 сут, а гена *Vrd2* – до 40 и 45 сут [16]. Предполагается наличие еще одного, третьего гена *Vrd3*, сокращающего продолжительность яровизации, не аллельного двум первым [17]. Ген *Vrd1* локализован на хромосоме 4A, *Vrd2* – на хромосоме 5D, ген *Vrd3* может быть расположен на одной из хромосом – 1A, 6A или 4B [18]. Основной эффект доминантных аллелей генов *Vrd* заключается в контроле различий по продолжительности II этапа органогенеза [19], вследствие этого указанные гены могут влиять на зимо-морозостой-

кость, продолжительность периода до колошения и другие признаки. Цель настоящей работы состояла в оценке влияния различий генов *Vrd1* и *Vrd2* на ряд агрономических показателей.

**Материал и методы.** В качестве исходного материала использовали почти изогенные моногенно доминантные по генам *Vrd1* или *Vrd2* линии сортов Мироновская 808 (далее Мироновская 808-*Vrd1* и Мироновская 808-*Vrd2* соответственно) и Эритроспермум 604 (Эритроспермум 604-*Vrd1* и Эритроспермум 604-*Vrd2* соответственно) [20], а также четыре группы идентифицированных ранее по генам *Vrd* [17] сортов озимой мягкой пшеницы. Сорта Альбидум 114, Гостианум 237, Одесская 16, Омская озимая, как и сорта рекуррентные родители Мироновская 808 и Эритроспермум 604, являются носителями только рецессивных аллелей *vrđ1vrđ2*, Альбатрос одесский, Безостая 1, Бригантина, Бриз, Буревестник одесский, Виктория одесская, Злагода, Золотава, Лузановка одесская, Любава одесская, Нагорода одесская, Никония, Обрий, Одесская 130, Одесская красноколосая, Одесская остистая полуинтенсивная, Одесская полукарликовая, Ольвия, Сирена одесская, Скороспелка 36, Струмок, Украинка одесская, Федоровка, Юбилейная 75, Юннат одесский – моногенно доминантные по гену *Vrd1* (*Vrd1vrđ2*), Аврора, Знахидка одесская, Одесская 66, Одесская 132, Прибой, Селянка, Степова, Чайка, Якорь одесский – моногенно доминантные по гену *Vrd2* (*vrđ1Vrd2*), Застава одесская, Лада одесская, Порада, Прима одесская, Прогресс, Прометей, Тира, Фантазия одесская, Червона – дигенно доминантные по генам *Vrd1Vrd2* сорта.

Семена изучаемых сортов и почти изогенных линий высевали осенью 2001, 2002, 2004 гг. (3, 10 и 16 октября соответственно), а последние еще и осенью 2003 г. (6 октября) по 500 м<sup>2</sup> всхожих зерен на делянках 3 м<sup>2</sup> опытного участка отдела генетики СГИ. Повторность опыта трехкратная. Морозостойкость оценивали в фазе проростков при –11 °С [21] и раскустившихся растений [22] (по 75–90 растений каждого генотипа), которые отбирали в поле в I декаде декабря, II декаде января и I декаде марта и промораживали при температуре от –13 °С до –16 °С, исходя в каждом конкретном случае от сложившихся накануне промора-

живания погодных условий и предварительной визуальной оценки состояния посевов. Зимостойкость определяли путем учета всех растений осенью (в конце октября), а весной производили подсчет перезимовавших растений. Во время вегетации отмечали дату колошения. При уборке у 15 растений каждого сорта и 30 растений каждой из изогенных линий учитывали высоту растений, количество колосков главного колоса, количество зерен главного колоса и растения, их массу, массу 1000 зерен, а также количество продуктивных стеблей на единице площади и урожай зерна с делянки. Статистическую обработку данных проводили по общепринятым методикам [23].

#### Результаты исследований и их обсуждение.

Условия вегетации как осенне-зимнего, так и весенне-летнего периодов вегетации 2001/2002, 2003/2004 и 2004/2005 гг. были в целом благоприятными для выращивания растений озимой пшеницы. В таких условиях у сортов, различающихся по генам *Vrd*, сохранялось к весне 95–98 % живых растений. При искусственном промораживании раскустившихся растений, взятых с поля, группа сортов носителей только рецессивных аллелей *vrđ1vrđ2*, независимо от сроков отбора проб, характеризовались наибольшей морозостойкостью, равной 85–91 % живых растений (табл. 1). Наличие в генотипе сортов доминантного аллеля только гена *Vrd2* практически не влияло на морозостойкость (разница 3 и 1 % между сортами, моногенно доминантными по гену *Vrd2*, и сортами – носителями рецессивных аллелей *vrđ1vrđ2*) в начале декабря и середине января. К началу марта негативный эффект доминантного аллеля гена *Vrd2* по снижению морозостойкости уже был существенным и составлял 9 %. Моногенно доминантные по гену *Vrd1* и дигенно доминантные по генам *Vrd1Vrd2* сорта не различались между собой по морозостойкости независимо от даты отбора проб растений в поле. При этом отмечали тенденцию к снижению морозостойкости у первых по сравнению со вторыми. Морозостойкость указанных двух групп сортов была на 11–13 % в начале и 8–11 % в середине зимы меньше, чем у сортов–носителей рецессивных аллелей *vrđ1vrđ2*. К окончанию зимы (начало марта) разница по морозостойкости между моногенно доми-

Средние значения признаков четырех групп сортов озимой пшеницы, различающихся по генам *Vrd* (Одесса, 2001–2003, 2004/2005 гг.)

Признаки	Генотип сортов				НСР <sub>0,05</sub>
	<i>vrd1vrd2</i>	<i>vrd1Vrd2</i>	<i>Vrd1vrd2</i>	<i>Vrd1Vrd2</i>	
Зимостойкость, %	62	52	37	38	7
Морозостойкость, %					
декабрь	89	86	77	79	4
январь	91	90	80	83	4
март	85	76	56	59	8
проростки	56	46	39	47	—
ПВК, сут*	22,6	17,6	16,4	15,7	1,0
ВР, см	111	89	85	80	5
КПС, шт/м <sup>2</sup>					
среднее	437	411	388	354	—
02/03 гг.	359	272	222	181	50
04/05 гг.	561	551	539	479	—
МЗК, г					
среднее	0,72	1,02	1,00	0,95	0,07
02/03 гг.	0,56	0,65	0,60	0,55	—
04/05 гг.	0,97	1,31	1,34	1,24	0,11
УЗ, кг/м <sup>2</sup>					
среднее	0,92	1,17	1,14	1,11	0,06
02/03 гг.	0,42	0,39	0,27	0,19	0,07
04/05 гг.	1,49	1,76	1,80	1,75	0,09

\* Здесь и в табл. 2 и 3 точка отсчета периода до колошения 1 мая.

нантными по гену *Vrd1* и дигенно доминантными по генам *Vrd1Vrd2* сортами, с одной стороны, и сортами — носителями рецессивных аллелей *vrd1vrd2*, с другой стороны, возростала до 26–29 %. Следовательно, темпы снижения морозостойкости во второй половине зимы у данных двух групп сортов значительно выше по сравнению с аналогичным показателем у сортов, моногенно доминантных только по гену *Vrd2*.

Не выявлено достоверного влияния *Vrd* генотипа сортов на морозостойкость при промораживании проростков ( $F_{\text{расч.}} = 1,56$ , а  $F_{\text{табл.}} = 2,84$  при  $P = 0,05$  для  $df_{\text{генотипа}} = 3$  и  $df_{\text{остаточное}} = 48$ ), хотя ранжирование различающихся по генам *Vrd* групп сортов соответствует ранжированию по морозостойкости раскутившихся растений.

Отсутствие закалки осенью 2002 г., сильные морозы, ледяная корка, вымокание, наблюдавшиеся зимой 2003 г., способствовали значительной гибели растений озимых культур, а наступившая сразу после поздней весны сухая жаркая погода привела к дополнительной гибели

ослабленных после зимы растений от засухи (далее неблагоприятный год). Но даже при таких условиях перезимовки сорта — носители рецессивных аллелей *vrd1vrd2* характеризовались достаточно высоким уровнем устойчивости (62 % живых растений).

Наличие в генотипе сортов одного доминантного аллеля любого из генов или сразу двух генов приводило к достоверному снижению зимостойкости. При этом из трех групп сортов — носителей доминантных аллелей генов *Vrd* наиболее зимостойкой была группа сортов моногенно доминантных по гену *Vrd2* (52 %). Сорта—носители доминантного аллеля гена *Vrd1* или генов *Vrd1Vrd2* не различались между собой по данному показателю и уступали группе сортов — носителей рецессивных аллелей обоих генов на 25 и 24 % и группе моногенно доминантных по гену *Vrd2* — на 15 и 14 % соответственно.

Сорта — носители рецессивных аллелей *vrd1vrd2* оказались и наиболее поздно колося-

щимися. Продолжительность периода до колошения (ПВК) у сортов упомянутой группы составляла в среднем 22,6 сут. Доминантные аллели генов *Vrd* способствовали сокращению ПВК. Так, сорта – носители доминантного аллеля только гена *Vrd2* или доминантного аллеля только гена *Vrd1* выколашивались на 5 и 6,2 сут раньше сортов – носителей только рецессивных аллелей обоих генов. Наиболее скороспелыми были сорта – носители доминантных аллелей *Vrd1Vrd2* (15,7 сут). Они колосились на 1,9 и 0,7 сут раньше моногенно доминантных по гену *Vrd2* или *Vrd1* сортов соответственно. Такое ранжирование групп сортов по ПВК наблюдали во все годы изучения. Однако в годы с более ранним возобновлением весенней вегетации относительные различия по ПВК между отдельными группами сортов, различающихся по генам *Vrd*, возрастали, а в годы с поздней весной значительно уменьшались.

Поздно колосающиеся сорта – носители только рецессивных аллелей обоих генов оказались и наиболее высокорослыми (111 см). Наличие у сортов доминантного аллеля гена *Vrd2* способствовало снижению ВР на 22 см (до 89 см), а доминантного аллеля гена *Vrd1* на 26 см (85 см) по сравнению с сортами – носителями только рецессивных аллелей обоих генов. Совместное действие двух доминантных аллелей *Vrd1* и *Vrd2* приводило к еще большему снижению ВР до 80 см. Однако различия по ВР моногенно доминантных по гену *Vrd1* сортов от моногенно доминантных по гену *Vrd2* или дигенно доминантных по генам *Vrd1Vrd2* сортов оказались несущественными. И лишь моногенно доминантные по гену *Vrd2* сорта существенно превышали по ВР дигенно доминантные по генам *Vrd1Vrd2* сорта.

Сорта – носители доминантных аллелей одного или двух генов *Vrd* существенно (на 0,19–0,25 кг/м<sup>2</sup>) превышали группу сортов – носителей только рецессивных аллелей генов *vrd1 vrd2* по урожаю зерна (УЗ). Однако моногенно доминантные по гену *Vrd1* или *Vrd2* и дигенно доминантные по генам *Vrd1Vrd2* достоверно не различались между собой по этому показателю, хотя наблюдалась тенденция увеличения урожая в порядке *Vrd1Vrd2* – *Vrd1* – *Vrd2* (указаны лишь доминантные аллели, присутствующие в генотипах сортов). Такое ранжирование

групп сортов по УЗ зерна наблюдали в годы с мягкой зимой (в табл. 1–3 для наглядности представлены результаты только 2004/2005 гг.), когда различающиеся по аллелям генов *Vrd* сорта формировали практически одинаковое количество (различия не достоверны) продуктивных стеблей на единицу площади (КПС). Однако в данных условиях отмечали тенденцию к снижению КПС по мере усиления скороспелости (сокращения ПВК) сортов вследствие присутствия того или иного доминантного аллеля гена(ов) *Vrd*. В то же время сорта – носители рецессивных аллелей *vrd1vrd2* формировали достоверно меньшую на 0,23–0,30 г массу зерна колоса (МЗК) по сравнению с сортами – носителями доминантных аллелей только гена *Vrd1*, только гена *Vrd2* или обоих генов *Vrd1Vrd2*. Последние три группы не различались по МЗК. В неблагоприятный год ранжирование генотипов по УЗ несколько иное. Первое место по УЗ в такой год занимала уже группа сортов – носителей только рецессивных аллелей генов *vrd1vrd2* (0,42 кг/м<sup>2</sup>). Несмотря на достоверно меньшую зимостойкость, группа моногенно доминантных по гену *Vrd2* сортов сформировала урожай на уровне сортов – носителей только рецессивных аллелей генов *vrd1vrd2*. Снижение составляло всего 0,03 кг/м<sup>2</sup>. Моногенно доминантные по гену *Vrd1* и, особенно, дигенно доминантные по генам *Vrd1 Vrd2* сорта снижали урожай относительно сортов – носителей только рецессивных аллелей генов *vrd1vrd2* в 1,56 и 2,21 раза соответственно. Такое резкое снижение урожая зерна обусловлено малым КПС вследствие низкой зимостойкости указанных генотипов. Сорта – носители рецессивных аллелей генов *vrd1 vrd2* в условиях 2002/2003 гг. формировали продуктивный стеблестой на уровне 64,0 % от аналогичного показателя в 2004/2005 гг. КПС менее зимостойких моногенно доминантных по гену *Vrd2* сортов составляло уже 49,4 %, а моногенно доминантных по гену *Vrd1* и дигенно доминантных по генам *Vrd1 Vrd2* сортов – около 38,0 %. Различия же по МЗК оказались недостоверными. Однако нельзя не отметить явную тенденцию к увеличению МЗК у моногенно доминантных по гену *Vrd2* сортов.

Таким образом, введение доминантных аллелей генов *Vrd1* и *Vrd2* в генотипы современ-

Таблица 2  
Средние значения признаков почти изогенных  
по генам *Vrd1* и *Vrd2* линий сильно чувствительного  
к фотопериоду сорта Мироновская 808  
(Одесса, 2001–2005 гг.)

Признаки	Мироновская 808			НСР <sub>0,05</sub>
	( <i>vrd1vrd2</i> )	808- <i>Vrd2</i>	808- <i>Vrd1</i>	
Зимостой- кость, %	62	66	14	12
Морозостой- кость, %				
декабрь	92	82	77	—
январь	87	79	66	12
март	91	96	76	14
проростки	98	92	93	—
ПВК, сут	20,8	19,9	18,4	0,5
ВР, см	113	109	102	6
ККГК, шт.	16,3	16,0	15,7	—
КЗГК, шт.	30	30	31	—
МЗГК, г	1,09	1,12	1,11	—
КЗР, шт.	68	66	76	—
МЗР, г	2,5	2,3	2,5	—
МТЗ, г	35,7	34,2	34,2	0,9
КПС, шт/м <sup>2</sup>				
среднее	591	605	509	—
02/03 гг.	333	299	121	157
04/05 гг.	613	649	639	—
УЗ, кг/м <sup>2</sup>				
среднее	0,34	0,33	0,35	—
02/03 гг.	0,14	0,10	0,04	0,01
04/05 гг.	0,55	0,58	0,54	—

ных короткостебельных сортов озимой пшеницы селекции СГИ способствует существенному увеличению урожая зерна в годы с мягкими зимами и резкому снижению в неблагоприятные по перезимовке годы вследствие их достоверно меньшей зимо-морозостойкости по сравнению со старыми сортами (II–IV сорто-смена), которые являются носителями только рецессивных аллелей генов *vrd1vrd2*. Из трех групп сортов, носителей одного или двух доминантных аллелей генов *Vrd*, моногенно доминантные по гену *Vrd2* сорта отличались большим урожаем в благоприятные годы, и меньше повреждались под действием неблагоприятных факторов зимовки 2003 г., вследствие чего формировали урожай на уровне более зимостойких генотипов, носителей только рецессивных аллелей генов *vrd1vrd2*. При изуче-

нии набора сортов невозможно добиться основополагающего правила единственного различия. Так, в нашем эксперименте сорта – носители только рецессивных аллелей генов *vrd1vrd2*, за исключением сорта Эритроспермум 604 (короткостебельный, средне чувствительный к фотопериоду), характеризовались большой высотой растений и сильной чувствительностью к фотопериоду. Вместе с тем моногенно доминантные или дигенно доминантные по генам *Vrd* сорта имели укороченную соломинку, за исключением сорта Степова (высокорослый), и слабую или среднюю чувствительность к фотопериоду. Указанные различия не могли не влиять на количественные характеристики многих изученных признаков. Исходя из этого, для изучения влияния аллельных различий генов *Vrd* на агрономические признаки были использованы почти изогенные по генам *Vrd* линии сортов Мироновская 808 (высокорослый, сильно чувствительный к фотопериоду, среднепоздний по срокам созревания в Одессе) и Эритроспермум 604 (короткостебельный, средне чувствительный к фотопериоду, среднеранний). Почти изогенные линии являются идеальным материалом для изучения эффектов отдельных генов, контролирующих определенные признаки [24, 25].

Анализ данных, представленных в табл. 2 и 3, позволяет констатировать факт влияния различий рекуррентных родительских сортов Мироновская 808 и Эритроспермум 604 по ВР, чувствительности к фотопериоду, общей скороспелости на ряд признаков. Так, у почти изогенных линий короткостебельного сорта Эритроспермум 604 рекуррентный родитель (*vrd1vrd2*) характеризовался большей морозоустойчивостью как при искусственном промораживании раскутившихся растений и проростков, так и зимостойкостью. Введение в генотип указанного сорта доминантного аллеля гена *Vrd1* приводило к достоверному снижению зимо-морозостойкости на 31–64 % по сравнению с рекуррентным родителем. Эффект доминантного аллеля гена *Vrd2* по снижению морозостойкости был несущественным и составлял 2–11 %. Выявленное ранжирование по зимо-морозостойкости различных по генам *Vrd* линий сорта Эритроспермум 604 соответствует ранжированию сортов. Однако в отличие от

сортов – носителей только доминантного аллеля гена *Vrd1* увеличение темпов снижения морозостойкости у линии Эритроспермум 604-*Vrd1* наблюдали не только в начале марта, а уже в середине января.

Почти изогенная линия Мироновская 808-*Vrd1*, как и линия Эритроспермум 604-*Vrd1*, характеризовалась существенно меньшим количеством живых растений при промораживании раскустившихся растений, отобранных в поле в середине января и начале марта, и по результатам зимовки в 2002/2003 гг. по сравнению с линией Мироновской 808-*Vrd2* и сортом Мироновская 808 (*vrd1vrd2*). Последние два генотипа в свою очередь не различались между собой по данным показателям.

Однако в отличие от линий сорта Эритроспермум 604 и различающихся по генам *Vrd* коммерческих сортов отмечали тенденцию увеличения зимостойкости и морозостойкости в начале марта у линии Мироновской 808-*Vrd2*. Не установлено достоверного влияния *Vrd* генотипа почти изогенных линий сорта Мироновская 808 на морозостойкость проростков и раскустившихся растений, отобранных в поле в начале декабря, видимо в силу недостаточной интенсивности стрессового фактора. Сорт Мироновская 808 известен своей высокой комплексной устойчивостью к факторам перезимовки.

Независимо от различий рекуррентных родителей по высоте растений и фотопериодической чувствительности рекуррентные родители – носители только рецессивных аллелей *vrd1vrd2* оказались и наиболее позднеспелыми. Колошение отмечали на 18-е и 20-е сутки у Эритроспермум 604 и Мироновской 808 соответственно. Введение доминантных аллелей генов *Vrd2* и, особенно, *Vrd1* приводило к достоверному уменьшению ПВК. Однако эффект доминантного аллеля гена *Vrd2* составил у линии Мироновской 808-*Vrd2* всего 0,9 сут, а у аналогичной линии сорта Эритроспермум 604 – 1,4 сут. Эффект доминантного аллеля гена *Vrd1* по ускорению колошения составил 2,4 и 3,8 сут у линий Мироновская 808-*Vrd1* и Эритроспермум 604-*Vrd1*, соответственно. У сортов эффект доминантного аллеля гена *Vrd2* составлял 5 сут, а гена *Vrd1* – 6,2 сут. Наличие средней чувствительности к фотопериоду у

Таблица 3

Средние значения признаков почти изогенных по генам *Vrd1* и *Vrd2* линий средне чувствительного к фотопериоду сорта Эритроспермум 604 (Одесса, 2001–2005 гг.)

Признаки	Эритроспермум 604			НСР <sub>0,05</sub>
	( <i>vrd1vrd2</i> )	<i>Vrd2</i>	<i>Vrd1</i>	
Зимостойкость, %	36	30	5	6
Морозостойкость, %				
декабрь	86	75	42	36
январь	98	96	34	20
март	97	92	39	12
проростки	97	92	65	6
ПВК, сут	18,1	16,7	14,3	0,7
ВР, см	77	75	73	5
ККГК, шт.	16,3	15,7	16,3	–
КЗГК, шт.	36	33	38	–
МЗГК, г	1,38	1,18	1,47	–
КЗР, шт.	88	81	98	–
МЗР, г	3,0	3,1	3,4	–
МТЗ, г	34,9	36,9	35,1	1,2
КПС, шт/м <sup>2</sup>				
среднее	602	616	598	–
02/03 гг.	373	329	29	78
04/05 гг.	617	607	632	–
УЗ, кг/м <sup>2</sup>				
среднее	0,35	0,35	0,34	–
02/03 гг.	0,04	0,03	0,02	0,00
04/05 гг.	0,52	0,54	0,58	–

изогенных линий сорта Эритроспермум 604 способствует уменьшению периода до колошения по сравнению с аналогичными линиями сильно чувствительного к фотопериоду сорта Мироновская 808. Как и при изучении сортов в годы с более ранним возобновлением весенней вегетации относительные различия по ПВК между почти изогенными линиями, различающимися по генам *Vrd*, возрастали, а в годы с поздней весной были незначительными.

Ранжирование изогенных линий у обоих сортов по ВР соответствует ранжированию по ПВК, что отмечали и у сортов. Однако в отличие от сортов почти изогенные линии более скороспелого сорта Эритроспермум 604 достоверно не различались по данному показателю. У высокорослого фотопериодически чувствительного сорта Мироновская 808 только линия

Мироновская 808-*Vrd1* характеризовалась существенным снижением ВР по сравнению с двумя другими генотипами. У почти изогенных линий обоих сортов отмечали смену рангов по ВР в зависимости от погодных условий года изучения.

В годы с поздней холодной весной, которая быстро сменялась ранним жарким летом, наибольшую ВР отмечали у моногенно доминантных по гену *Vrd1* линий. Рекуррентные родители (*vrđ1vrđ2*) формировали наименьшую ВР, а моногенно доминантные по гену *Vrd2* линии занимали промежуточное положение. В годы с теплой ранней весной ранги почти изогенных линий по ВР менялись на противоположные.

Высокорослые, фотопериодически чувствительные почти изогенные линии Мироновская 808-*Vrd1* и Мироновской 808-*Vrd2* не различались между собой по массе 1000 зерен (МТЗ), но обе линии формировали достоверно меньшую на 1,5 г МТЗ по сравнению с рекуррентным родителем – сортом Мироновская 808 (*vrđ1vrđ2*). У короткостебельного средне чувствительного к фотопериоду сорта Эритроспермум 604 моногенно доминантные почти изогенные линии Эритроспермум 604-*Vrd1* и Эритроспермум 604-*Vrd2* формировали МТЗ, которая превышала аналогичный показатель рекуррентного родителя (*vrđ1vrđ2*) на 0,2 и 2,0 г соответственно.

В среднем за четыре года изучения не удалось выявить достоверного влияния *Vrd* генотипа почти изогенных линий как сорта Мироновская 808, так и сорта Эритроспермум 604 на признаки: количество колосков главного колоса (ККГК), количество зерен главного колоса (КЗГК) и растения (КЗР), их массу, массу зерна главного колоса (МЗГК) и растения (МЗР), КПС и УЗ. По признакам главного колоса и растения такая закономерность не зависела от условий перезимовки. По признакам КПС и УЗ в годы с мягкими зимами наблюдали отсутствие влияния *Vrd* генотипа изогенных линий на данные показатели.

В годы с суровой зимой (2002/2003) существенное снижение КПС и, следовательно, УЗ у моногенно доминантных линий по сравнению с рекуррентным родителем соответствовало уровню их зимостойкости.

**Выводы.** Доминантные аллели генов *Vrd* способствуют снижению устойчивости к морозу и комплексу негативных факторов зимовки растений озимой пшеницы. Наименьший негативный эффект на зимо-морозостойкость оказывает доминантный аллель гена *Vrd2*. Негативный эффект доминантного аллеля гена *Vrd1* независимо от наличия доминантного или рецессивного аллеля гена *Vrd2* оказался наиболее высоким. Вследствие этого моногенно доминантный по гену *Vrd1* и дигенно доминантный по генам *Vrd1Vrd2* генотипы характеризовались значительно меньшей зимо-морозостойкостью по сравнению с моногенно доминантными по гену *Vrd2* и особенно с генотипами – носителями только рецессивных аллелей *vrđ1vrđ2*. Наличие в генотипе изогенной линии или сорта доминантного аллеля гена *Vrd1* способствует ускорению темпов снижения морозостойкости в середине января и начале марта. Эффект гена *Vrd2* практически не влияет на этот показатель, хотя к началу марта также возрастают относительные различия по морозостойкости между моногенно доминантными по гену *Vrd2* изогенными линиями и соответствующими рекуррентными родителями.

Доминантные аллели генов *Vrd2* и *Vrd1* способствуют снижению высоты растений и сокращению периода до колошения по сравнению с генотипами – носителями только рецессивных аллелей *vrđ1vrđ2*. Наибольший эффект по данным признакам характерен для доминантного аллеля гена *Vrd1*, а наименьший – гена *Vrd2*.

Доминантные аллели генов *Vrd2* и *Vrd1* оказывают специфическое влияние на МТЗ в зависимости от различий генотипов рекуррентных родителей по высоте растений, фотопериодической чувствительности и общей спелости: у высокорослого, фотопериодически чувствительного, более позднепелого сорта Мироновская 808 снижают, а у более скороспелого короткостебельного средне чувствительного к фотопериоду сорта Эритроспермум 604 увеличивают, особенно доминантный аллель гена *Vrd2*, по сравнению с соответствующими рекуррентными родителями.

Почти изогенные линии обоих сортов не различались по урожаю зерна и элементам структуры урожая в годы с мягкими зимами. В годы с суровыми условиями перезимовки

(2002/2003) урожай зерна определялся уровнем зимостойкости конкретного генотипа вследствие наличия/отсутствия доминантного или рецессивного аллеля того или иного гена *Vrd*. Большая устойчивость к морозу и комплексу негативных факторов перезимовки 2002/2003 гг., большая МТЗ у моногенно доминантной линии Эритроспермум 604-*Vrd2* и отсутствие различий по урожаю зерна в годы с мягкими зимами позволяет рекомендовать более широкое использование моногенно доминантных по гену *Vrd2* генотипов при выведении новых короткостебельных сортов для условий юга степи Украины.

**SUMMARY.** In monogenic dominant for *Vrd1* or *Vrd2* genes almost isogenic lines and cultivars the shortening of the period before hadding duration, plant height reduction, and decrease of frost resistance particularly in the second half of winter and in spring have been shown. As for the determined traits the greater effect was detected for *Vrd1* gene, the less one – for *Vrd2*. Genes *Vrd1* and *Vrd2* did not significantly influence the quantitative characteristics of yield components except the 1000 kernel weight. The use of monogenic dominant for *Vrd2* genotypes is recommended to develop new dwarf cultivars for South step of Ukraine.

**РЕЗЮМЕ.** Показано скорочення тривалості періоду до колосіння, зменшення висоти рослин, зниження зимо-морозостійкості, особливо у другій частині зими та весною, у моногенно домінантних за генами *Vrd1* або *Vrd2* сортів і майже ізогенних ліній. Більший ефект за вказаними ознаками характерний для гена *Vrd1*, менший – для гена *Vrd2*. Гени *Vrd1* і *Vrd2* практично не впливали на кількісні показники елементів структури урожаю, за виключенням маси 1000 зерен. Рекомендовано при створенні нових короткостеблових сортів для півдня степу України використовувати моногенно домінантні за геном *Vrd2* генотипи.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Долгушин Д.А. Мировая коллекция пшениц на фоне яровизации. – М., 1935. – 110 с.
2. Разумов В.И., Олейникова Т.В. Отзывчивость стандартных сортов озимой и яровой пшеницы на яровизацию и длину дня // Сб. тр. Пушкинских лабораторий ВИР. – Л., 1949. – С. 95–114.
3. Gotoh T. Variation in the vernalization requirements in winter wheat cultivars // Proc. 2nd Int. Wheat Conf. – Zagreb, 1975. – P.292–297.
4. Литвиненко Н.А., Козлов В.В. Возможность различного сочетания чувствительности к длине дня и по-

требности в яровизации в генотипе озимой мягкой пшеницы // Науч.-техн. бюл. ВСГИ. – 1986. – № 4 (60). – С. 5–10.

5. Лыфенко С.Ф. Эффективность использования установок искусственного климата в селекции озимой пшеницы // Использование искусственного климата в селекционно-генетических исследованиях: Сб. науч. тр. – Одесса : ВСГИ, 1988. – С. 12–21.
6. Файт В.И., Мартинюк В.Р. Фотоперіодична чутливість та яровизаційна потреба сучасних сортів озимой м'якої пшениці селекції СГІ // Зб. наук. пр. СГІ – НАЦ НАІС. – Одеса, 2002. – № 2. – С. 30–36.
7. Файт В.И., Федорова В.Р., Нагуляк О.И., Прокопович К.Л., Попова Н.В. Связь фенотипических и генотипических различий по продолжительности яровизации и фотоперіодической чувствительности с морозостойкостью озимой пшеницы // Зб. наук. пр. Уман. держ. аграр. ун-ту. – Умань, 2003. – С. 359–364.
8. Файт В.И. Морозостійкість і урожайність окремих сортів озимой м'якої пшениці // Вісн. аграр. науки. – 2005. – № 11. – С. 25–29.
9. Pugsley A.T. A genetic analysis of the spring-winter habit of growth in wheat // Aust. J. Agric. Res. – 1971. – 22. – P. 21–31.
10. Stelmakh A.F. Growth habit in common wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell) // Euphytica. – 1987. – 36, № 2. – P. 513–519.
11. McIntosh R.A., Yamazaki Y., Devos K.M., Dubcovsky J., Rogers W.J., Appels A. Catalogue of gene symbols for wheat // Proc. 10<sup>th</sup> Int. Wheat Genet. Symp. – Paestum (Italy), 2003. – 4.
12. Feit V.I., Stelmakh A.F. Congenic and isogenic lines on *Vrd* genes in winter bread wheat // Genetic collections, isogenic and alloplasmic lines: Int. Conf. – Novosibirsk, 2001. – P. 14–17.
13. Stelmakh A., Zolotova N., Fayt V. Genetic analysis of winter bread wheat differences in vernalization requirement duration // Cereal Res. Commun. – 2005. – 33, № 4. – P. 713–718.
14. Gotoh T. Gene analysis of the degree of vernalization requirement in winter wheat // Japan J. Breed. – 1980. – 30, № 1. – P. 1–10.
15. Булавка Н.К. Наследование длительности периода яровизации у различных сортов озимой мягкой пшеницы // Цитология и генетика. – 1989. – 23, № 6. – С. 37–40.
16. Файт В.И. Генетическая система контроля различий по продолжительности яровизации у озимой пшеницы // Цитология и генетика. – 2003. – 37, № 5. – С. 69–76.
17. Файт В.И. Генетический контроль продолжительности яровизации сортов озимой пшеницы юга степи Украины // Экол. генетика. – 2006. – 4, вып. 2. – С. 29–36.
18. Файт В.И., Симоненко Л.К., Мокану Н.В., Попо-



- ва Н.В. Хромосомная локализация генов *Vrd* сокращающих продолжительность яровизации озимой мягкой пшеницы // Генетика. — 2007. — 43, № 2. — С. 202–208.
19. Файт В.И., Сухоносенко Н.В. Особенности органогенеза, морозостойкость и урожайность различных по генам *Vrd* линий озимой мягкой пшеницы // Вісн. Укр. т-ва генетиків та селекціонерів. — 2005. — 3, № 1/2. — С. 3–14.
20. Файт В.И. Создание почти изогенных и конгенных линий мягкой озимой пшеницы по генам контроля продолжительности яровизации — *Vrd* // Зб. наук. пр. СГІ — НАЦ НАІС. — Одеса, 2002. — № 2. — С. 37–46.
21. Мусич В.Н., Нагуляк О.И. Использование искусственного климата при селекции озимой пшеницы на морозостойкость // Системы интенсивного культивирования растений. — Л.: Агропромиздат, 1987. — С. 118–125.
22. Полтарев Е.М. Оценка растений озимых культур на зимо-морозостойкость методом промораживания растений в пучках // Методы определения морозо-зимостойкости озимых культур. — М.: ВАСХНИЛ, 1969. — 16 с.
23. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. — М.: Колос, 1973. — 327 с.
24. Коваль С.Ф. Создание и использование аналогов, изогенных и аллоплазматических линий // Изогенные линии культурных растений. — Новосибирск, 1991. — С. 5–26.
25. Крупнов В.А. Методические указания по созданию и использованию наборов изогенных линий у растений. — М.: ВАСХНИЛ, 1984. — 15 с.

Поступила 13.06.06